基于 *COI* 和 *EF-1α* 基因的绢粉蝶属和妹粉蝶属系统发育关系分析

丁昌萍，张雅林*

（西北农林科技大学昆虫博物馆，植保资源与病虫害治理教育部重点实验室，陕西杨凌 712100）

摘要：【目的】由于绢粉蝶属 *Aporia* 和妹粉蝶属 *Mesapia* 的分类地位尚存在争议，本研究基于 *COI* 和 *EF-1α* 基因探讨它们的系统发育关系。【方法】对采自中国的 19 个种(含绢粉蝶属 13 个种，妹粉蝶属 1 种以及用作外群的另外 3 个属的 5 个种)的 *COI* 和 *EF-1α* 基因部分序列进行了测定和分析；依据这 2 个基因的联合序列采用最大似然法(maximum likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian inference, BI)构建了这些种的系统发育树。【结果】序列分析结果显示，测得的 *COI* 序列长度为 657 bp，*EF-1α* 序列长度为 642 bp，联合后获得的序列总长为 1 299 bp，其中变异位点 439 个，简约信息位点 249 个；序列 A + T 的含量明显高于 C + G 的含量。系统发生分析结果显示，除外群外，其余种类形成单系群(BV = 100, PP = 1.00)，且分成两大支，一支为(奥倍绢粉蝶 *A. oberthuri* + 锯纹绢粉 *A. goutellei*) + (丫纹绢粉蝶 *A. delavayi* + (完善绢粉蝶 *A. agathon* + (马丁绢粉蝶 *A. martineti* + (大翅绢粉蝶 *A. largeteaui* + 巨翅绢粉蝶 *A. gigantea*))))，另一支为普通绢粉蝶 *A. genestieri* + (中亚绢粉蝶 *A. leucodice* + ((绢粉蝶 *A. crataegi* + 灰翅绢粉蝶 *A. potanini*) + (妹粉蝶 *M. peloria* + (暗色绢粉蝶 *A. bieti* + 小檗绢粉蝶 *A. hippia*))))。【结论】本研究结果支持妹粉蝶属应为绢粉蝶属的异名，且绢粉蝶属内不再划分亚属和种组。

关键词：粉蝶科；绢粉蝶；妹粉蝶；*COI*；*EF-1α*；系统发育

中图分类号：Q969 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2016)08-0880-08

Phylogenetic relationship of the genera *Aporia* and *Mesapia* (Lepidoptera: Pieridae) based on *COI* and *EF-1α* gene sequences

DING Chang-Ping, ZHANG Ya-Lin* (Key Laboratory of Plant Protection Resources and Pest Management of the Ministry of Education, Entomological Museum, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Aim】At present, the taxonomic status of *Aporia* and *Mesapia* is still uncertain. This study aims to explore the phylogenetic relationship between *Aporia* and *Mesapia*. 【Methods】Partial sequences of the *COI* and *EF-1α* genes of 19 species (including 13 species of *Aporia*, one species of *Mesapia*, and five species of other three genera used as the outgroups) collected from China were sequenced and analyzed. Based on the combined sequence of the two genes, the phylogenetic relationships of these species were reconstructed and analyzed with the maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI) methods. 【Results】The sequence analysis showed that the *COI* sequence is 657 bp and the *EF-1α* sequence is 642 bp in length. There are 439 variable sites and 249 parsimony-informative sites in the

---

基金项目：中华人民共和国科学技术基础性工作专项(2011FY120200)；国家科技基础条件平台工作重点项目(2005DKA21402)；国家自然科学基金项目(31272345)；陕西省财政专项项目“陕西秦岭昆虫志”(2013-19)

作者简介：丁昌萍，女，1987 年 1 月生，山东临沭人，博士研究生，研究方向为昆虫系统学，E-mail：dingchangping501@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：yalinzh@nwsuaf.edu.cn

收稿日期 Received：2016-04-02；接受日期 Accepted：2016-06-19

1 299 bp nucleotides of the combined sequence of the two genes, and the percentage of A + T is significantly higher than that of C + G for the whole sequence. The phylogenetic analysis showed that the 14 species except the outgroups included in this study were recovered as monophyletic by strong BV (100) and PP (1.00). In the phylogenetic tree, one branch is (*A. oberthuri* + *A. goutellei*) + (*A. delavayi* + (*A. agathon* + (*A. martineti* + (*A. largeteaui* + *A. gigantea*)))), another is *A. genestieri* + (*A. leucodice* + ((*A. crataegi* + *A. potanini*) + (*M. peloria* + (*A. bieti* + *A. hippia*)))).【Conclusion】Our results support that the genus *Mesapia* should be synonymized under *Aporia*. Moreover, our data do not support any subdivisions of *Aporia* into subgenera or species groups.

Key words: Pieridae; *Aporia*; *Mesapia*; *COI*; *EF-1α*; phylogeny

绢粉蝶属 *Aporia* Hübner, 1819 隶属鳞翅目(Lepidoptera)粉蝶科(Pieridae)粉蝶亚科(Pierinae),模式种为 *Papilio crataegi* Linnaeus, 1758。目前全世界已知 32 种,集中在于古北区,少数分布于东洋区。中国分布 29 种,其中 24 种为中国特有种,主要分布于喜马拉雅山,海拔一般为 2 000 ~ 4 500 m。一年 1 代,幼虫取食蔷薇科(Rosaceae),茜草科(Rubiaceae)和小檗科(Berberidaceae)植物。成虫常群集在森林路旁的小水塘或溪边吸水,群栖在树上过夜及越冬(武春生, 2010)。体大中型,触角黑色,被白色鳞粉,端部锤状,膨大,较粗,鞭节末端 2 节褐色,下唇须 3 节,细长,向前斜伸,第 3 节长度与第 2 节近等长,前翅 11 条脉,R_2 和 R_3 合并,从中室顶角分出,R_4 和 R_5 分叉,与 M_1 共柄,中室端脉分为两段,中室端脉 M_1 与 M_2 之间凹向翅基,后翅阔,鸭梨形,$S_C + R_1$ 脉短于中室长度,M_1 和 M_2 不共柄。

妹粉蝶属 *Mesapia* 由 Gray(1856)建立,模式种为 *Pieris peloria* Hewitsom, 1853。单型属,仅分布在中国,与绢粉蝶属相似,主要区别是体型较小。

不同学者对该两属的分类地位持不同的观点。Klots(1933)依据外部形态特征和生殖器特征将脉绢粉蝶属 *Metaporia* 和妹粉蝶属 *Mesapia* 移入绢粉蝶属内,作为其亚属。近年来,它们的分类地位主要存在以下几种争议:(1)将妹粉蝶属归入绢粉蝶属,并将绢粉蝶属划分为 3 亚属——绢粉蝶亚属 *Aporia*、脉绢粉蝶亚属 *Metaporia* 和妹粉蝶亚属 *Mesapia*(Bridges, 1988; Braby, 2005; Braby *et al*., 2007; Wahlberg *et al*., 2014);(2)将绢粉蝶属划分为 2 亚属——绢粉蝶亚属和脉绢粉蝶亚属(D′Abrera, 1992; 周尧等, 1999),妹粉蝶属作为独立的属;(3)取消绢粉蝶属亚属的划分,但把妹粉蝶属作为独立的属(Della *et al*., 2004; 武春生, 2010);(4)取消亚属的划分,但依据钩突的形态将其分成 3 个种组(Della *et al*., 2004),妹粉蝶属作为独立的属存在。随着分子生物学的发展以及 DNA 分子标记广泛应用于昆虫系统发育研究,近年来基于分子数据的粉蝶科系统学研究也取得了一定的进展,对粉蝶科高级阶元的系统发育关系做了详细研究,但其中只包含绢粉蝶属的 2 种,由于妹粉蝶属为单型属,且只在中国有分布,因此未涉及妹粉蝶属(Braby *et al*., 2006; Wahlberg *et al*., 2014)。有关针对绢粉蝶属和妹粉蝶属的分子系统发育关系的研究尚未见详细报道。因此,本研究首次对我国绢粉蝶属的 13 种及妹粉蝶属 1 个种的 *COI* 和 *EF-1α* 基因的部分序列进行了测定和分析,探讨它们之间的分子系统发育关系,以确定它们的分类地位。

1　材料与方法

1.1　标本来源

在野外将网捕采集得到的蝶类活体标本迅速挤压其胸部致死,取同一侧足放入装有 95% ~100% 酒精的离心管中,标本其余部分用三角纸袋保存。采集结束后将酒精浸泡的足保存在 –20℃ 的冰箱中,用于后续基因组提取。三角纸袋保存的标本则做成针插标本,供形态分类鉴定。

本研究所有标本均保存于西北农林科技大学昆虫博物馆。蝶类分类系统依据周尧等(1999),取样种类信息详见表 1。

1.2　标本外生殖器解剖和形态分类鉴定

将干标本腹部剪下,在 Motic SMZ168-BL 型显微镜下解剖外生殖器,后保存于甘油中,用 Q Imaging

表 1 取样种类的分类、产地及其 *COI* 和 *EF-1α* 基因在 GenBank 的登录号

Table 1 Taxonomy and localities of the sampled species and the GenBank accession numbers of their *COI* and *EF-1α* genes in this study

属名 Genus	亚属名 Subgenus	种名 Species	物种编码 Species code	采集地点 Collecting locality	采集时间 Collecting date	*COI* 登录号 GenBank accession no. of *COI*	*EF-1α* 登录号 GenBank accession no. of *EF-1α*
绢粉蝶属 *Aporia*	脉绢粉蝶亚属 *Metaporia*	完善绢粉蝶 *A. agathon*	A. aga1	西藏墨脱 Motuo, Xizang	2012.06.24	KU921255	KM669627
		丫纹绢粉蝶 *A. delavayi*	A. del1	陕西火地塘 Huoditang, Shaanxi	2010.07.07	KU921258	KM669628
	绢粉蝶亚属 *Aporia*	灰翅绢粉蝶 *A. potanini*	A. pot1	陕西太白 Taibai, Shaanxi	2013.06.04	KU921267	KM669629
		大翅绢粉蝶 *A. largeteaui*	A. lar1	陕西凤县 Fengxian, Shaanxi	2013.06.05	KU921263	KM669630
		奥倍绢粉蝶 *A. oberthuri*	A. obe1	陕西火地塘 Huoditang, Shaanxi	2010.07.07	KU921266	KM669631
		中亚绢粉蝶 *A. leucodice*	A. leu1	新疆清河 Qinghe, Xinjiang	2006.06.06	KU921264	KM669632
		锯纹绢粉蝶 *A. goutellei*	A. gou1	陕西火地塘 Huoditang, Shaanxi	2010.07.07	KU921261	KM669633
		绢粉蝶 *A. crataegi*	A. cra1	陕西火地塘 Huoditang, Shaanxi	2013.07.09	KU921257	KU921252
		小檗绢粉蝶 *A. hippia*	A. hip1	陕西桃川 Taochuan, Shaanxi	2012.05.24	KU921262	n. a.
		暗色绢粉蝶 *A. bieti*	A. bie1	陕西凤县 Fengxian, Shaanxi	2013.06.09	KU921256	n. a.
		马丁绢粉蝶 *A. martineti*	A. mar1	青海大通 Datong, Qinghai	2012.07.10	KU921265	n. a.
		巨翅绢粉蝶 *A. gigantea*	A. gig1	四川峨眉山 Mt. Emeishan, Sichuan	2012.06.28	KU921260	KU921254
		普通绢粉蝶 *A. genestieri*	A. gen1	陕西汉中 Hanzhong, Shaanxi	2011.08.24	KU921259	KU921253
妹粉蝶属 *Mesapia*		妹粉蝶 *M. peloria*	M. pel1	甘肃夏河 Xiahe, Gansu	2012.06.30	KU921272	KM669634
锯粉蝶属* *Prioneris**		锯粉蝶 *P. thestylis*	P. the1	云南景洪 Jinghong, Yunnan	2006.08.03	KU921273	KM669638
园粉蝶属* *Cepora**		青园粉蝶 *C. nadina*	C. nad1	海南霸王岭 Mt. Bawangling, Hainan	2010.07.30	KU921268	KM669642
		黑脉园粉蝶 *C. nerissa*	C. ner1	海南鹦哥岭 Mt. Yinggeling, Hainan	2010.08.01	KU921269	KM669644
斑粉蝶属* *Delias**		优越斑粉蝶 *D. hyparete*	D. hyp1	云南景洪 Jinghong, Yunnan	2013.04.23	KU921270	KM669622
		报喜斑粉蝶 *D. pasithoe*	D. pas1	云南河口 Hekou, Yunnan	2013.04.08	KU921271	KM669623

n. a.: 未获得的序列 The sequence was not obtained; * 外群 Outgroup.

Retiga 2000R（CCD）显微成像系统照相，采用 Montage 图像叠加软件进行图像处理。依据标本的外部形态特征和外生殖器特征进行种类鉴定。成虫图片采用 Nikon SMZ-10 照相机完成。本文依循周尧等(1999)的分类系统。蝶类生殖器特征术语依循周尧(1993)。

1.3 基因组 DNA 的提取与扩增

基因组 DNA 的提取参照 EasyPure Genomic DNA Kit 试剂盒中提供的方法。每个种提取 DNA 时使用 1 头标本。

扩增 *COI* 基因的一对通用引物，序列为(Folmer *et al.*, 1994)：

LCO1490 (f): GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG;

HCO2198 (r): TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA。

扩增 *EF-1α* 基因的引物序列为：

ELF2F (f): AAAATGCCCTGGTTCAAGGGA (Wan *et al*., 2013)；

efrcM4 (r): ACAGCVACKGTYTGYCTCATRTC (Monteiro and Pierce, 2001)。

扩增中使用的引物均由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。PCR 反应体系总体积为 25 μL：12.5 μL CWBIO 2 × *Taq* MasterMix, 2.0 μL 模板溶液,10 μmol/L 引物各 1.0 μL, 8.5 μL ddH_2O。扩增 *COI* 的反应程序：94℃ 预变性 5 min；94℃ 变性 1 min,退火温度 51℃ 1 min, 72℃ 延伸 1 min,共 35 个循环；72℃ 补偿延伸 7 min。扩增 *EF-1α* 的反应程序：94℃ 预变性 5 min, 94℃ 变性 1 min,退火温度 52 ~ 57℃ 1 min, 72℃ 延伸 1.5 min,共 39 个循环；72℃ 补偿延伸 7 min。PCR 产物用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测,后委托生工生物工程(上海)股份有限公司对扩增产物进行纯化和测序。

1.4 数据分析

首先将得到的序列在 NCBI 网站上经 Blast 程序进行相似性比较,以确保得到的序列为目标序列。然后利用 MAFFT 7.037 软件(Katoh and Standley, 2013)进行多重序列比对。在 Mega 6.0(Tamura *et al*., 2013)软件中去掉两端引物将序列对齐,获取 *COI* 和 *EF-1α* 基因片段,计算 DNA 序列的碱基组成(A, T, G 和 C)、可变位点、简约信息位点。利用 DAMBE 5.3.74 检测序列饱和性,若 Iss < Iss. c,则本数据未饱和,可用于构建系统发育(Xia and Xie, 2001)。用 PAUP 4.0b10 软件(Swofford, 2002)采用 ILD 检验(incongruence length difference test)的方法对 *COI* 和 *EF-1α* 基因进行同质性检验。

系统发育树的构建采用最大似然法(maximum likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian inference, BI)。ML 树通过 RAxML version 7.2.6(Stamatakis, 2006)软件的执行界面文件 raxmlGUI version 1.3 (Silvestro and Michalak, 2012)构建,设置 10 次完全自举 thorough bootstrap,使用 GTRGAMMA 模型,利用“ML + rapid bootstrap”准则,进行 1 000 次自举运算,系统树各分支的置信值均以 1 000 次抽样自举值(bootstrap value, BV)表示。

BI 树通过 MrBayes 3.1.2 (Ronquist and Huelsenbeck, 2003)软件构建,从两个完全独立的随机树开始运行两组 4 条马尔科夫链,3 条热链,1 条冷链。运行世代数为 3 000 000,在运行过程中,以随机树为起始树,每运行 100 代重复抽样一次。当二分树频率标准差小于 0.01,说明取样完全。舍弃老化样本(约抽样后代数的 25%),其余的树用来构建多数规则合意树,并计算后验概率值(posterior probabilities, PP)。构建 BI 树时对联合序列最优数据划分模式及每个子数据集的最优进化模型由软件 PartitionFinder v1.1 (Lanfear *et al*., 2012)在贝叶斯信息标准法 Bayesian information criterion(BIC)下选择确定。

2 结果

2.1 *COI* 和 *EF-1α* 的序列分析

本研究测定了 19 个种共 35 条序列的基因序列,其中 *COI* 序列 19 条,*EF-1α* 序列 16 条。测得的 *COI* 序列长度为 657 bp, *EF-1α* 序列长度为 642 bp, 2 个基因联合的总长度为 1 299 bp,其中包括 439 个可变位点,249 个简约信息位点。序列中 A, T, G 和 C 4 种碱基在两个基因序列中表现出明显的 A + T 偏倚。序列长度、有效信息位点、平均碱基频率和 A-T 含量等详细信息具体见表 2。经 DAMBE 5.3.74 软件检测,*COI*(Iss = 0.547 0 < Iss. c = 0.7378)和 *EF-1α*(Iss = 0.1304 < Iss. c = 0.7358)的序列没有替代饱和,可以用于构建系统发育。同质性检验结果显示 $P = 0.168 > 0.05$,基因进化水平不具有显著差异,可将两组数据联合分析。

表 2 *COI* 和 *EF-1α* 2 个基因的序列相关统计值

Table 2 Sequence statistics for the sequences *COI* and *EF-1α*

基因 Genes	序列数 Number of sequences	比对长度(bp) Alignment length	A%	T%	G%	C%	(A + T)%	变异位点数 Number of parsimony informative sites	简约信息位点数 Number of parsimony informative sites
COI	19	657	30.0	38.9	14.0	17.1	68.9	304	165
EF-1α	16	642	26.4	25.4	22.7	25.2	25.1	135	84

2.2 模型选择和系统发育关系分析

在贝叶斯分析中，根据编码蛋白质基因密码子位置划定的6个单数据集，PartitionFinder软件界定了6个子数据集，这6个子数据集及对应的模型和参数见表3。

表3 贝叶斯分析中划分的子数据集及模型参数

Table 3 The best-fit partitioning schemes and corresponding partition models used in BI analysis

子数据集 Partitioned dataset	进化模型 Substitution model	模型参数 Model parameters
COI 第1位点 1st position of *COI*	TrNef + G	nst = 6, rates = gamma
COI 第2位点 2nd position of *COI*	F81	nst = 1, rates = equal
COI 第3位点 3rd position of *COI*	K81uf + G	nst = 6, rates = gamma
EF-1α 第1位点 1st position of *EF-1α*	F81 + I	nst = 1, rates = equal
EF-1α 第2位点 2nd position of *EF-1α*	JC	nst = 1, rates = equal
EF-1α 第3位点 3rd position of *EF-1α*	HKY + G	nst = 2, rates = gamma

本研究以锯粉蝶属 *Prioneris*、园粉蝶属 *Cepora* 和斑粉蝶属 *Delias* 的种类为外群，用 *COI* 和 *EF-1α* 基因的部分序列联合数据分别构建了ML树和BI树。两种不同方法构建的分子系统树显示的拓扑结构基本一致，仅在各分支的支持度上略有不同(图1和图2)。由图1和图2可以看出，除外群外，其余种类聚为一支(PP = 1.00, BV = 100)。后又分成两大支，(奥倍绢粉蝶 *A. oberthuri* + 锯纹绢粉 *A. goutellei*) + (丫纹绢粉蝶 *A. delavayi* + (完善绢粉蝶 *A. agathon* + (马丁绢粉蝶 *A. martineti* + (大翅绢粉蝶 *A. largeteaui* + 巨翅绢粉蝶 *A. gigantea*))))，另一支为普通绢粉蝶 *A. genestieri* + (中亚绢粉蝶 *A. leucodice* + ((绢粉蝶 *A. crataegi* + 灰翅绢粉蝶 *A. potanini*) + (妹粉蝶 *M. peloria* + (暗色绢粉蝶 *A. bieti* + 小檗绢粉蝶 *A. hippia*))))。由此得出绢粉蝶属不是单系群，妹粉蝶嵌入绢粉蝶属中，与暗色绢粉蝶和小檗绢粉蝶形成姊妹群，且具有较高的支持度(PP = 1.00, BV = 73)。因此妹粉蝶属应并入绢粉蝶属作为其异名，不能作为一个独立的属存在。在绢粉蝶属内，脉绢粉蝶亚属与绢粉蝶亚属形成并系群，本研究不支持亚属的划分。

3 讨论

Klots(1933)将脉绢粉蝶属和妹粉蝶属作为绢粉蝶属的异名，将其种类移到绢粉蝶属中，共同特征是下唇须细长，第3节长度几乎与第2节等长，R_1 和 R_2 从中室分出，R_3 与 R_{4+5} 共柄，mdc长度约等于ldc长度的1/2，后翅Rs，M_1 和 M_2 从中室独立分出。阳茎细长，基部隆起，钩突靠近端部处膨大，有的在端部分叉，阳基轭片小，骨化，抱器瓣末端钝圆，通常有孔穴。周尧等(1999)、Della等(2004)和武春生(2010)分别将妹粉蝶作为独立的属，与绢粉蝶属的主要区别为小型种类，前、后翅卵圆形，半透明，中室长度超过翅长度的1/2。在本研究中，妹粉蝶与小檗绢粉蝶和暗色绢粉蝶聚为一支，形成姊妹群，且PP = 1.00, BV = 73，因此不支持将妹粉蝶属作为独立的属。乔枫等(2014)用 *COI* 和 *Cytb* 基因序列研究粉蝶科7个属间的系统发生关系，结果表明妹粉蝶属与绢粉蝶属同一分支，亲缘关系近。依据本研究结果，完善绢粉蝶，丫纹绢粉蝶和妹粉蝶与绢粉蝶属中其它种类共同组成一个单系群，支持将脉绢粉蝶属和妹粉蝶属移入绢粉蝶属中。

对于绢粉蝶属的亚属分类，Klots(1933)依据体型大小，钩突变化等特征分为绢粉蝶亚属、脉绢粉蝶亚属(完善绢粉蝶、丫纹绢粉蝶和大翅绢粉蝶)和妹粉蝶亚属(妹粉蝶)。周尧等(1999)以下唇须前伸或上举作为分类特征，将绢粉蝶属分为绢粉蝶亚属和脉绢粉蝶亚属(完善绢粉蝶、丫纹绢粉蝶和森下绢粉蝶 *A. morishitai*)。根据解剖学和生物学研究，绢粉蝶属包含的种类都是同源的，共同组成一个单系群，不支持亚属划分(Della *et al*., 2004)。武春生(2010)支持Della等的观点。本研究中，脉绢粉蝶亚属中的完善绢粉蝶和丫纹绢粉蝶并未形成姊妹群，与绢粉蝶亚属中的其它种类聚为一支，形成并系群，其亲缘关系为(丫纹绢粉蝶 *A. delavayi* + 完善绢粉蝶 *A. agathon* + 马丁绢粉蝶 *A. martineti* + (大翅绢粉蝶 *A. largeteaui* + 巨翅绢粉蝶 *A. gigantea*))(PP = 0.77, BI = 64)，因此本研究认为绢粉蝶属中不应再划分亚属。Della等(2004)依据钩突的类型(末端尖、末端分叉和末端具缺刻)将绢粉蝶属划分为3个种组，但在本研究中，钩突末端同为分叉的完善绢粉蝶、大翅绢粉蝶、巨翅绢粉蝶和奥倍绢粉蝶分

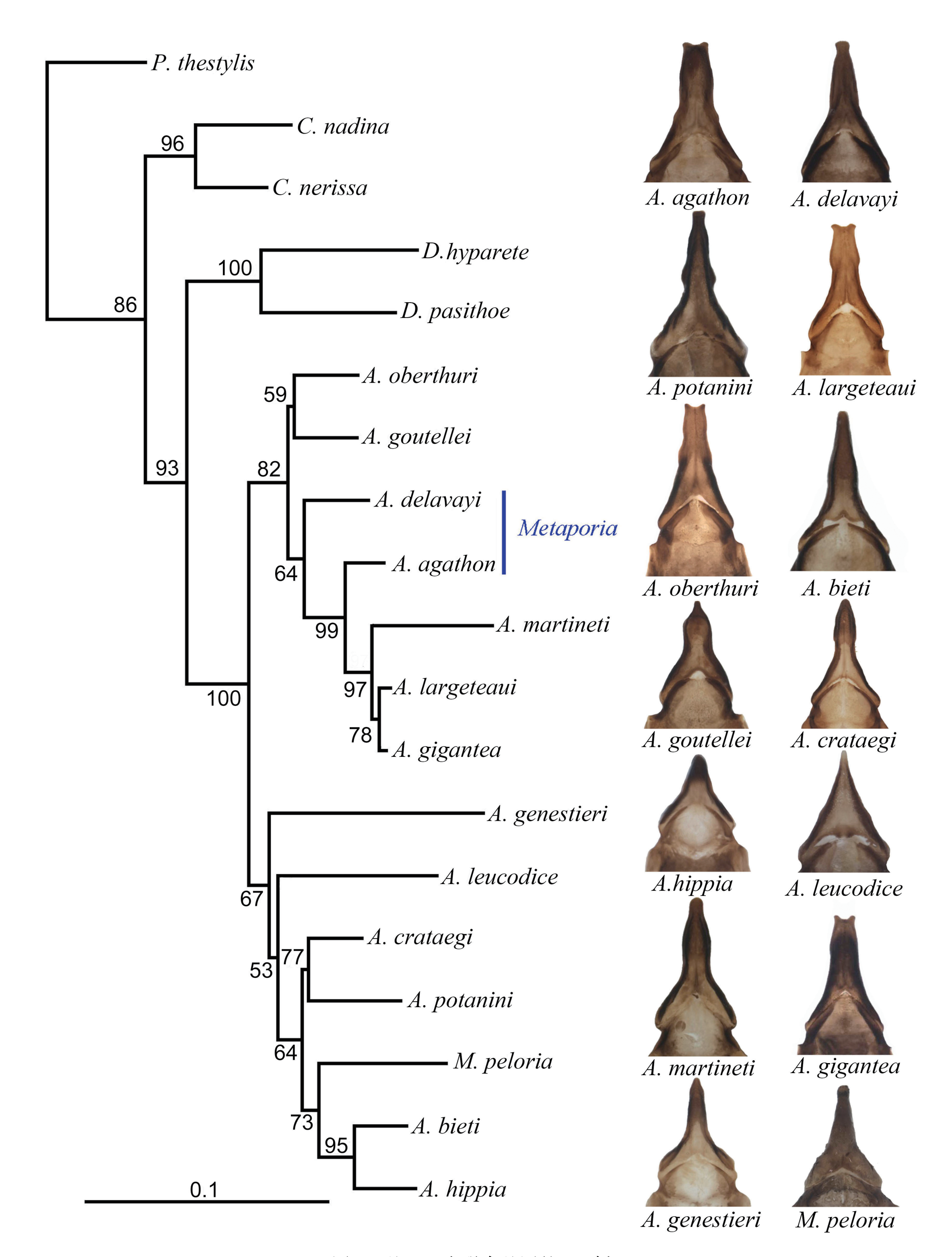


图 1　基于 2 个联合基因的 ML 树

Fig. 1　Maximum likelihood (ML) tree based on two partial genes

节点处数字代表大于 50% 的 ML 自举值，右侧彩色小图为钩突背面观。Numbers on the nodes are bootstrap values (BV). BV below 50% are not shown. The color figures at the right are dorsal views of uncus.

别出于不同的分支，并未聚到一起形成姊妹群，因此不支持划分种组。

综上所述，依据外部形态和生殖器特征、结合分子数据进行综合分析，我们认为妹粉蝶属不应作为一个独立的属，应将其归入绢粉蝶属中，且妹粉蝶与绢粉蝶属的脉绢粉蝶亚属和绢粉蝶亚属中包括的种类共同组成一个单系群，绢粉蝶属不划分亚属、也不划分种组。

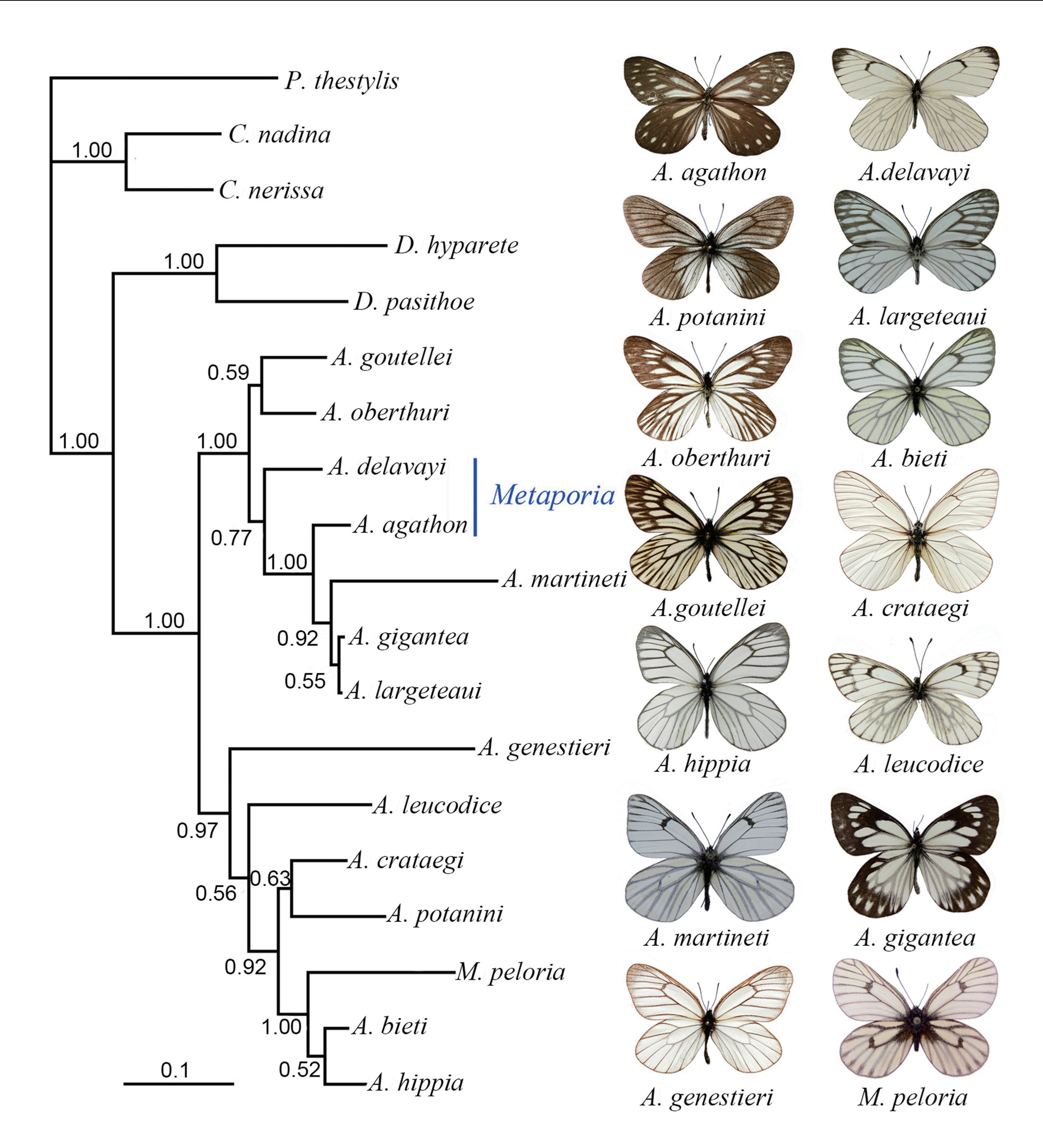


图 2 基于 2 个联合基因的 BI 树

Fig. 2 Bayesian inference (BI) tree based on two partial genes

节点附近数值代表 BI 后验概率值,右侧彩色小图为成虫背面观。Numbers on the nodes are posterior probability (PP). The color figures at the right are the dorsal view of adults.

参考文献 (References)

Braby MF, 2005. Provisional checklist of genera of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Zootaxa*, 832: 1–16.

Braby MF, Pierce NE, Vila R, 2007. Phylogeny and historical biogeography of the subtribe Aporiina (Lepidoptera: Pieridae): implications of the origin of Australian butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.*, 90: 413–440.

Braby MF, Vila R, Pierce NE, 2006. Molecular phylogeny and systematics of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea): higher classification and biogeography. *Zool. J. Linn. Soc.*, 147: 239–275.

Bridges CA, 1988. Catalogue of Papilionidae & Pieridae (Lepidoptera: Rhoplocera). Author Press, Urbana. 700 pp.

Chou I, 1993. Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects. Tianze Press, Hong Kong. 194 pp. [周尧(译), 1993. 昆虫外生殖器在分类上的应用. 香港: 天则出版社. 194 页]

Chou I *et al.*, 1999. Monograph of Chinese Butterflies, First Volume (Revised Edition). Henan Scientific and Technological Publishing House Press, Zhengzhou. 245–255. [周尧 等, 1999. 中国蝶类志(上册). 郑州: 河南科学技术出版社. 245–255]

D'Abrera B, 1992. Butterflies of the Holarctic Region, Part I. Hill House Publishers Press, London. 253 pp.

Della BC, Gallo E, Sbordoni V, 2004. Guide to the Butterflies of the Palearctic Region: Pieridae, Part 1: Tribe Pierini (partim), *Delias*, *Aporia*, *Mesapia*, *Baltia*, *Pontia*, *Belenois*, *Talbotia*. Omnes Artes Press, Milano. 18 – 70.

Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R, 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.*, 3: 294 – 299.

Gray GR, 1856. List of Lepidopterous Insects in the Collection of the British Museum. Part I. Papilionidae. Taylor & Francis Press, London. 106 pp.

Hübner J, 1819. Verzeichniss bekannter Schmettlinge 2. Bey dem Verfasser zu Finden Press, Augsburg. 176 pp.

Katoh K, Standley DM, 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.*, 30: 772 – 780.

Klots AB, 1933. A generic classification of the Pieridae (Lepidoptera) together with a study of the male genitalia. *Entomologica America*, 12: 139 – 242.

Lanfear R, Calcott B, Ho SYW, Guindon S, 2012. Partitionfinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Mol. Biol. Evol.*, 29: 1695 – 1701.

Monteiro A, Pierce NE, 2001. Phylogeny of *Bicyclus* (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from COI, COII and EF-1α gene sequence. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 18: 264 – 281.

Qiao F, Chen ZN, Chen Z, Xie HC, Shang J, Ke J, 2014. Phylogenetic relationships among seven Pieridae genera based on partial sequences of the COI and Cytb genes. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(1): 127 – 138. [乔枫，陈振宁，陈志，谢惠春，尚军，柯君，2014. 基于线粒 COI 和 Cytb 基因序列研究粉蝶科七属间的系统发生关系. 应用昆虫学报，51(1): 127 – 138]

Ronquist F, Huelsenbeck JP, 2003. MrBayes3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572 – 1574.

Silvestro D, Michalak I, 2012. raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. *Org. Divers. Evol.*, 12: 335 – 337.

Stamatakis A, 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22: 2688 – 2690.

Swofford DL, 2002. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods). Sinauer Associates Press, Sunderland. 262 pp.

Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S, 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Mol. Biol. Evol.*, 30: 2725 – 2729.

Wahlberg N, Rota J, Braby MF, Pierce NE, Wheat CW, 2014. Revised systematics and higher classification of pierid butterflies (Lepidoptera: Pieridae) based on molecular data. *Zool. Scr.*, 43: 641 – 650.

Wan X, Kim MJ, Cho Y, Jun J, Jeong HC, Lee KY, Kim I, 2013. Sequence divergence and phylogenetic investigation of the Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea) occurring in South Korea. *Int. J. Indust. Entomol.*, 26: 95 – 112.

Wu CS, 2010. Fauna Sinica, Insecta, Vol. 52. Lepidoptera, Pieridae. Science Press, Beijing. 150 – 154. [武春生，2010. 中国动物志，昆虫纲，第 52 卷. 鳞翅目粉蝶科. 北京：科学出版社. 150 – 154]

Xia X, Xie Z, 2001. DAMBE: software package for data analysis in molecular biology and evolution. *J. Hered.*, 92: 371 – 373.

（责任编辑：袁德成）